

Comparative Physiology. — Ueber den Tonus des Schneckenfusses (*Helix pomatia* L.).
III. Zwei antagonistische Zentren in den Pedalganglien. (Vorläufige Mitteilung.)
Von H. J. JORDAN und N. POSTMA¹⁾. (Aus dem Institut für vergleichende Physiologie der Universität zu Utrecht.)

(Communicated at the meeting of November 29, 1941.)

A. Einleitung.

Auf Grund seiner Erfahrungen an *Aplysia* war JORDAN (1) zur Ueberzeugung gekommen, dass die Pedalganglien den Tonus der Muskulatur dieser Schnecken lediglich durch Hemmung (und „Lösung“) regulieren. Er verfügte über keine Versuchsergebnisse, die ihn zwangen, neben einem hemmenden, die Existenz eines erregenden Zentrums in diesen Ganglien anzunehmen. Exstirpation der Ganglien hat stets starke Steigerung des Muskeltonus zur Folge.

Wenn man eine *Aplysia* eine Nachtlang in den Eisschrank bringt, so findet man das Tier am folgenden Morgen vollkommen erschlaft, die Muskulatur tonuslos. Bringt man das Tier nun in zimmerwarmes Seewasser, so tritt tonische Verkürzung auf und nach einigen Minuten ist es wieder normal. Macht man den Versuch mit einer *Aplysia*, der die Ganglien exstirpiert wurden, so verläuft der Prozess des Tonusverlustes im Eisschrank wie beim normalen Tiere. Die Wiederherstellung des Tonus im zimmerwarmen Wasser dahingegen erfolgt in ungemein übertriebenem Ausmass: das Tier schrumpft zu einem harten unförmigen Klumpen (vergl. 2). Es war JORDAN nie gelungen durch Reizung der Pedalganglien und der diese Zentren mit den Muskeln verbindenden Nerven „Tonuslösung“ zu erhalten.

Schwache Kokainisierung der Pedalganglien aber verursacht Tonuslösung in den Parapodien. Kokainisiert man eine Tierhälfte, so fällt auch der Tonus in der anderen, die mit der kokainisierten Hälfte nur durch das zentrale Nervensystem verbunden ist.

All das machte den Eindruck, als ob die Regulierung auf dem Prinzipie der „Isostasie“ beruhe, die sich am allgeringsten in der Gleichheit des Tonus innerhalb der Gesamtmuskulatur offenbart. Es könnte sich daher um eine Ausgleichung des Aktivitätszustandes in allen Teilen (Muskeln und Ganglien) handeln, deren Mechanik natürlich unbekannt bleibt. Prinzipiell an dieser Form, die Erscheinungen zu beschreiben, ist die Auffassung, dass die Pedalganglien für den Tonus *ein einheitliches Zentrum* sind, und eine Differenzierung zwischen erregendem und hemmendem Zentrum in diesen Ganglien fehlt.

Diese Einheitlichkeitshypothese wurde später zur Beschreibung der Ergebnisse ausgebaut, die JORDAN bei seinen Untersuchungen an *Helix pomatia* erhalten hatte (Siehe II, S. 1244). Mittlerweile haben POSTMA und MAAS die Möglichkeit gefunden, an ein und demselben Helixfuss zahlreiche Wiederholungskurven zu erhalten (6 u. 5). Nach jeder Dehnung wird der Fuss wieder zur Ausgangslänge gebracht und er lässt sich mit der gleichen Gesetzmässigkeit wie die „erste oder ursprüngliche Dehnungskurve“ durch „indifferente“ Last wieder dehnen.

Mit Hülfe dieser Wiederholungskurven gelang es POSTMA (6 u. 7) eine feste Norm für das Niveau der Pedalkonstanz zu gewinnen. Bei der Präparation wird der Fuss immer etwas gedehnt; in diesem gespannten Zustand werden die Ganglien für die kommenden Eingriffe freigelegt. Wenn man nun, ohne jeden weiteren Eingriff, den Fuss an den Ordinatenschreiber des Kymographions befestigt und mit einem bestimmten „indifferenten“ Gewicht belastet, so tritt die typische pedaltone Dehnungskurve auf und zwar mit einer Pedalkonstanz, die bei der „Spannungslänge“ der Präparation liegt und bei richtiger

¹⁾ Die Versuche wurden durch N. POSTMA, mit Unterstützung der Niederl. Regierung aus den Einkünften der „Zomerpostzegels“, ausgeführt.

Wahl des Gewichtes, in den aufeinanderfolgenden Wiederholungskurven unverändert bleibt. Das „indifferente“ Gewicht muss für jedes Objekt bestimmt werden. Die Spannungslänge ist ein festes Mass für die Einflüsse der Pedalganglien. Wenn man ein zu niedriges Gewicht wählt, so steigt in den aufeinanderfolgenden Wiederholungskurven das Niveau allmählich, während es ebenso allmählich absinkt, wenn das Gewicht höher ist als das indifferente.

JORDAN hatte seine Eingriffe immer erst nach Erreichen der Pedalkonstanz ausgeführt. Den Einfluss dieser Eingriffe auf die erste steile Strecke der pedaltischen Dehnungskurve hatte er daher nicht beobachtet. Dies hat nun POSTMA (8, Mitteilung II) getan und neue, für unser Verständnis der zentralen Tonusregulierung wichtige Resultate erhalten. Im Laufe dieser Untersuchungen ergaben sich zahlreiche Erscheinungen, die es immer schwieriger machten, an der Einheitlichkeit der Ganglien fest zu halten, Erscheinungen, die POSTMA am Schluss seiner Mitteilung II zusammengefasst hat. Auch die Arbeiten über den Einfluss des Aktivitätszustandes der Ganglien auf den Tonus (von JORDAN, Frl. SLUITER und POSTMA) und auf die Regulierung der Herzstätigkeit (von N. V. TIEL), beide bei *Helix pomatia*, hatten einige Resultate ergeben, die auf *das Vorhandensein echter Hemmungszentren und hemmender Impulse hinweisen*, sodass wir schon zu Anfang unserer Untersuchungen nicht zweifelten, dass wir zu einer neuen Auffassung des zentralen Geschehens bei unserm Objekte würden kommen müssen.

Unsere häufig wiederholten Versuche mit partieller Vergiftigung der Ganglien mit Kokain und mit Kochsalz haben bei *Helix* niemals diejenige Reproduzierbarkeit gezeigt, die notwendig gewesen wäre, um eine feinere Analyse der Ganglienbezirke und ihrer vermuteten spezifischen Funktionen durchzuführen. Wir entschlossen uns zu versuchen, ob wir, an Stelle von unkontrollierbar diffundierenden Chemikalien, den konstanten Strom in einer Stärke verwenden könnten, in welcher er *keine Reizung, wohl aber Elektrotonus* verursacht. Denn wir wussten, dass Reizung und Veränderung des Aktivitätszustandes der Ganglien verschiedene Resultate haben. Die einfache Technik, vor allem die Form der unpolarisierbaren Chlorsilberelektroden, wird in der ausführlichen Publikation beschrieben werden. Hier sei nur vorweg genommen, dass die infraoesophageale Ganglienmasse zwischen beide Elektroden kommt, sodass die eine dorsal, die andere ventral liegt. Durch einen Umpoler kann man den Katelektrotonus entweder dorsal oder ventral erzeugen. Versuche mit einer indifferenten Elektrode sind noch im Gang.

Zu den ältern Versuchen, in welchen Kokain oder Kochsalz immer dorsal appliziert worden war, wurden neue hinzugefügt, mit *ventraler Applikation der genannten Chemikalien*. Dadurch konnten die widersprechenden Resultate älterer Untersuchungen aufgeklärt und die Ergebnisse der elektrotonischen Versuche bestätigt werden.

Weiterhin wurden die Versuche von POSTMA (8) mit mechanischer Reizung von Ganglien und Nerven wiederholt, *unter Anwendung von Einzelöffnungsschlägen und genauer Abstufung der Reizstärke*.

B. Ergebnisse.

I. Versuche mit konstantem Strom.

Der Kürze halber sprechen wir bei Versuchen, bei denen die dorsale Elektrode die Kathode des subliminalen konstanten Stromes war, von *dorsalem Strom*. Lag dahingegen die Kathode ventral, so reden wir von *ventralem Strom*. Es hat sich als vorteilhaft erwiesen, unterhalb der Stromstärke zu bleiben, bei welcher Schluss und Oeffnung Zuckung erzeugen würden.

1. Veränderung des Aktivitätszustandes in den Pedalganglien durch den Elektrotonus.

Der *dorsale Strom erhöht* als primäre Reaktion das Niveau der Pedalkonstanz, das in Vorversuchen, zugleich mit der Bestimmung der indifferenten Last, festgestellt worden war. Der *ventrale Strom erniedrigt* dahingegen diese Konstanz in aufeinanderfolgenden Wieder-

holungskurven (Abb. 1). Diese Versuche sind sehr reproduzierbar (100 %). Es ist gleichgültig ob man die Kathode erst dorsal schaltet und daraufhin umpolt oder umgekehrt. Offenbar enthalten die Pedalganglien zwei topographisch geschiedene Zentra. Wie

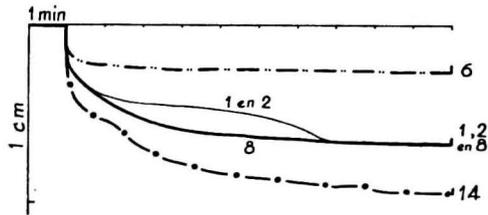


Abb. 1. Wiederholungskurven von einem Schneckenfuss im Zusammenhang mit den Pedalganglien. Dehnungskurven mit 10 g Last von 10 Minuten Dauer. Ordinate: effektive Längenänderung des Fusses (Ordinatenschreiber nach N. POSTMA, 1933); Abszissen: die Zeit. Versuche mit konstantem Strom (Electrotonus). 1 und 2: Vorversuche, ohne Strom. Von Kurve 5 an (nicht gezeichnet) Strom geschlossen, dorsale Elektrode ist Kathode. 6: Niveausteigerung durch dorsalen Strom; am Ende dieser Dehnung wird der Strom geöffnet. 8: ohne Strom; vor Kurve 11 (nicht gezeichnet) Stromschluss, ventrale Elektrode ist nunmehr die Kathode. 14: Niveauperlust durch ventralen Strom.

N. v. TIEL (9) für die extracardiale Regulierung des Helixherzens in den Visceralganglien ein erregendes und ein hemmendes Zentrum fand, so ergab sich aus unsern vorliegenden Versuchen die Existenz eines erregenden und eines hemmenden Tonuszentrums, welches letzteres, bei Erhöhung seines Aktivitätszustandes, das Niveau der Pedalkonstanz erniedrigt. Damit fällt die Möglichkeit, den Gesamtkomplex der Erscheinungen mit dem Schema der einheitlichen Ganglienwirkung auf Grund des Ausgleichsprinzips zu beschreiben. Die Eindeutigkeit dieser Versuche beruht offenbar auf dem Gegensatz zwischen Katelektrotonus und Anelektrotonus, wodurch eine gleichzeitige Aktivitätserhöhung in beiden antagonistischen Zentren ausgeschlossen ist. Bei unseren früheren Versuchen über Aktivitätserhöhung und -erniedrigung mit Kochsalz und Kokain war das, der Diffusion dieser Stoffe wegen, natürlich anders.

2. Summation verschiedener Einflüsse auf die Konstanz.

Wie erwähnt steigt unter Einwirkung geringer Last das Niveau der Pedalkonstanz in aufeinanderfolgenden Wiederholungskurven (6 u. 7). Dieser Anstieg unterbleibt bei gleichzeitiger Einschaltung des ventralen Stromes. Wiederholungskurven mit hoher Last zeigen zunehmenden Niveauperlust der Pedalkonstanz, der durch dorsalen Strom neutralisiert wird. Gleichsinnige Einflüsse unterstützen einander. Wenn bei einem bestimmten Fuss bei einem Gewicht von 10 g das Niveau der Pedalkonstanz oberhalb der Normalen liegt, d.h. 10 g unzulänglich sind, um das Gleichgewicht der Konstanz zu erreichen, genügt ein schwacher ventraler Strom, der an sich keine sichtbare Veränderung im Verhalten des Präparates herbeigeführt haben würde, um normales Konstanzniveau zu erreichen und zu behaupten. Das Gleiche hätte mit einer Last von 20 g direkt erreicht werden können. Wenn man den ventralen Strom unterbricht, ist der Tonuspegel erniedrigt. Nunmehr wirken 20 g als „hohe“ Last, die in aufeinanderfolgenden Wiederholungskurven mehr und mehr das Konstanzniveau herabdrückt. Bei dorsalem Strom steigt das Niveau; 20 g werden auf gleichem Niveau getragen als 10 g.

II. Chemischer Einfluss auf den Aktivitätszustand beider Zentren nach unsern neuen Gesichtspunkten.

1. Ein Kochsalzkristall kommt auf die ventrale Seite der Ganglien.

a. Untersucht werden die Wiederholungskurven. Die erste, steile Strecke der Dehnungskurven ist nunmehr steiler und länger, als im Vorversuch bei „normalem“ Zustand

der Ganglien. Das Niveau der Pedalkonstanz wird erniedrigt. Man kann beim gleichen Präparat das Kochsalz ventral wegnemen und es, nach Drehung der Ganglienmasse um 180° , dorsal auflegen. Dann wird die erste Strecke der folgenden Wiederholungskurven weniger steil und die Pedalkonstanz kommt auf ein höheres Niveau.

b. Die „ursprüngliche“ Kurve. Ein Kochsalzkristall kommt vor Aufnahme der ersten („ursprünglichen“) Dehnungskurve auf die ventrale Seite der Pedalganglien. Die erste steile Dehnungsstrecke tritt nunmehr in 100 % der Fälle auf. Die Pedalkonstanz kommt um 13,8 % der Normallänge (der sogenannten Spannungslänge) niedriger zu liegen. Um dieser Resultate sicher zu sein, darf man höchstens 5 Minuten nach Auflegen des Kristalles mit der Aufnahme der Dehnungskurve warten. Wenn man 15 Minuten gewartet hat, so tritt eine entgegengesetzte Abänderung auf. Die steile Strecke ist nur in 25 % der Fälle nachzuweisen (gegenüber 61 % normal) und das Niveau der Pedalkonstanz steigt und zwar um 15,4 % der Muskellänge, die normaler Pedalkonstanz entsprochen haben würde. Offenbar besitzen die Pedalganglien ein ventrales Hemmungs- und ein dorsales Erregungszentrum für den Tonus; nach längerer Zeit erreicht das diffundierende Kochsalz, von der ventralen Seite kommend, auch das dorsale Zentrum, welches, wenn einmal seine Schwelle überschritten worden ist, die Erscheinungen beherrscht.

2. Kokain. Versuche an Wiederholungskurven.

Kokain dringt offenbar schnell in das Gangliengewebe ein, sodass die Dämpfungerscheinungen, die es nach Vergiftung verursacht, schnell auftreten. Für unsere Versuche aber hat dieser Umstand die nachteilige Folge, dass die Resultate schon nach kurzer Zeit ihre Eindeutigkeit verlieren, da das Kokain seine Wirkung dann nicht mehr auf das untersuchte Zentrum (hier also das ventrale Hemmungszentrum) beschränkt. Es tritt dann nämlich zugleich Dämpfung des Erregungszentrums auf, deren Wirkung den Effekt der Vergiftung des Hemmungszentrums bedeckt: Die erste Wiederholungskurve nach Auftragen des Kokains kommt in der Regel zu früh, um überhaupt Wirkung zu zeigen, die

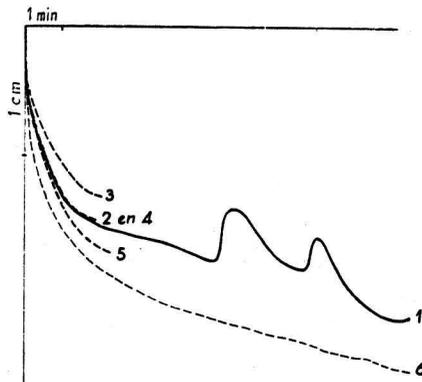


Abb. 2. Wiederholungskurven von einem pedaltönenen Präparat, Ganglien um 180° gedreht (um die Längsachse). Versuche mit Kokain auf der ventralen Seite der Ganglien. Dehnungskurven mit 20 g Last; 1 und 6 von 10 Minuten Dauer; die übrigen von 2 Minuten Dauer. 1: Ohne Kokain, Normalkurve; nach zwei Aufnahmen wird Kokain appliziert. 2: 6 Minuten nach Applikation (zu kurze Einwirkungsdauer, noch kein Effekt). 3: nach 16 Minuten: Dämpfung des ventralen lösenden Zentrums maximal. Sodann erreicht das diffundierende Kokain das dorsale Erregungszentrum mehr und mehr. 4: nach 21 Minuten Gleichgewicht zwischen Hemmungs- und Erregungsdämpfung. 5: nach 31 und 6: nach 36 Minuten (zunehmende Erregungsdämpfung): Erniedrigung des Tonuspiegels und des Niveau.

zweite aber, bei der üblichen Kurvendauer von 10 Minuten schon zu spät für reine Dämpfung der Hemmung.

Daher mussten wir die Zeitdauer der Aufnahme der einzelnen Wiederholungskurven auf einige Minuten beschränken. Die erste steile Kurvenstrecke geht nun, durch Dämpfung der Hemmung, verloren; in aufeinanderfolgenden Wiederholungskurven wird diese Dehnungsstrecke weniger steil, bis etwa 16 Minuten nach der Vergiftung (Abb. 2). Dann wird die Strecke wieder steiler und länger (Dämpfung des erregenden Zentrums); sehr deutlicher Unterschied mit Kurve 3 ist nach etwa 31 Minuten (Kurve 6) festzustellen. In der kurzen Zeit, welche diese Kurvenaufnahmen dauern dürfen, wird keine Konstanz erreicht, sodass wir über den Einfluss rein ventraler Dämpfung auf das Konstanzniveau nichts aussagen können. Schon bei einer Dehnung, die 10 Minuten dauert, fanden wir, vor allem bei nicht zu geringer Last, Niveauverlust, welcher ohne Kokainvergiftung nicht aufgetreten sein würde; Niveauerhöhung wurde aber niemals wahrgenommen. Da bald danach auch, wie gesagt, Verlängerung der steilen Strecke auftritt, schliessen wir auf Dämpfung des erregenden Zentrums, die inzwischen weiter vorgeschritten ist. Die früher oft störend empfundene Zweideutigkeit der Resultate bei (dorsaler!) Ganglienkokainisierung, ist daher offenbar als ein Streit zwischen beiden Zentren, je nach ihrem Vergiftungsgrad, aufzufassen.

III. *Tonuslösung durch Reizung mit Induktionsströmen.*

Auf Grund unsrer Ergebnisse haben wir ältere Versuche wieder aufgenommen, um die Frage zu entscheiden, ob man Tonuslösung auch durch Reizung hervorrufen kann. Bislang war uns das nicht gelungen. Nur der Fall des Tonusspiegels, den wir bei Auflegen eines Kochsalzkristalles dorsal auf die Pedalganglien beobachtet hatten, wies auf die Möglichkeit eines positiven Ergebnisses direkter Ganglienreizung hin.

1. *Reizung der Pedalganglien durch Einzelöffnungsschläge.*

a. *Ventrale Reizung* (Abb. 3). Schwellenreize (R. A. 30 cm) erzielen geringfügigen Tonusfall, der mit der Reizstärke zunimmt (bis R. A. 26 cm). Bei R. A. 28 cm wird die Schwelle des erregenden Zentrums überschritten. Bei R. A. 22 cm trat reine Kontraktion auf. Ein neutrales Gebiet der Reizgrösse, bei welcher also keinerlei Reaktion auftritt, war nicht festzustellen. Eventuelle Muskelverkürzungen kommen stets vor der Tonuslösung.

b. *Dorsale Reizung (Kathode rostro-dorsal)*. Die schwächsten Reaktionen (R. A. 55—53 cm) bestehen aus Spiegelerniedrigung (während bei ventralen Reizen lediglich Niveauserniedrigung, d.h. kurzes Absinken der Kurve, auftritt). Daher verhindert schwache dorsale Reizung die Behauptung einer Konstanz. Bei zunehmender Reizstärke (R. A. 48—40) fanden wir ein neutrales Gebiet, wobei also keinerlei Reaktion auftrat. Bei R. A. 35 und 34 cm fand sich geringe Tonuserhöhung; Reizung bei R. A. 25 cm erzeugte Kontraktion.

2. *Reflexreizung (Einzelöffnungsschläge) eines der Nn. palliales.*

Auch hier fanden wir bei schwacher Reizung Tonuslösung, bei starken Reizen nur Kontraktion, während auch hier zwischen beiden Gebieten eine neutrale Zone liegt, in welcher offenbar die Wirkungen beider Zentren miteinander im Gleichgewicht sind.

3. *Reizung der Pedalnerven mit Einzelöffnungsschlägen und Nervendurchschneidung.*

a. *Elektrische Reizung der caudalen Nerven* mittels untergeschobener Elektroden; die Kathode liegt myopolar; zwischen Anode und Pedalganglien sind die Nervenstränge durch Erhitzen zerstört, um Reflexwirkung auszuschliessen. Auch bei dieser Technik ergab sich ein Unterschied zwischen schwacher und starker Reizung. Schwache Reize verursachen Fall der Kurve (nach langer Latenz). Stärkere Reize verursachen erst Kontraktion, sodann Tonusfall. Zuweilen heben beide Wirkungen einander auf. Starke Reize haben Kontraktion zur Folge, hiernach bleibt der Tonusspiegel erhöht.

b. Um alle Pedalnerven reizen zu können, wurden sie in Strängen zusammengebunden; die Knoten lagen nahe an der Ganglienmasse. Nachdem die Elektroden auf den Strängen befestigt waren, wurden die Stränge von den Pedalganglien getrennt. Erst wurden die Versuche mit elektrischer Reizung ausgeführt; dann reizten wir die Nerven mechanisch.

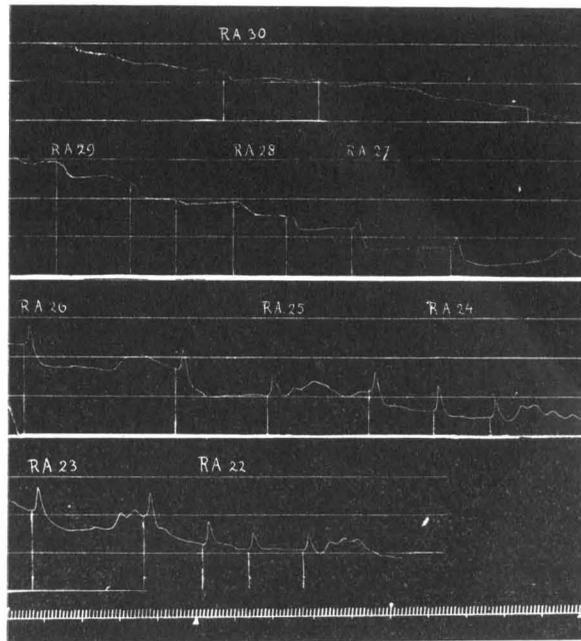


Abb. 3. Ursprüngliche Kurve eines Schneckenfusses mit Ganglienmasse, die 180° um die Längsachse gedreht ist. Reizung der Ganglien mit Einzelöffnungsschlägen, Kathode auf der ventralen Seite, Anode indifferent. R. A. bedeutet Reizstärke in cm Rollenabstand. Liminale Reize lösen nur Niveauverlust aus (R. A. 30 und 29); stärkere Reize ergeben mehr Niveauverminderung, denen eine Kontraktion vorausgeht (R. A. 28 bis 23). Starke Reize haben nur Kontraktion zur Folge (R. A. 22). Die vertikalen Linien geben den Augenblick der Reizung an.

a. *Mechanische Reize* (Durchschneidung der Nervenbündel). Diese Methode, bei der Veränderung der Reizstärke ausgeschlossen ist, ergab bei Durchschneidung rostraler Stränge nichts oder Erschlaffung, bei Durchschneidung caudaler Stränge Verkürzung oder nichts.

β. *Elektrische Einzelreihe* bestätigen die Versuche mit Durchschneidung (Abb. 4): Schwächere Reize wirken lösend, wobei die Tonuslösung mit der Reizstärke abnimmt. Stärkere Reize haben Verkürzung mit Erhöhung des Tonusniveau zur Folge. Auch hier zeigten die rostralen Stränge überwiegend lösende Wirkung. Offenbar laufen in den Pedalnerven spezifisch hemmende (neben erregenden) Fasern, die in den rostralen Strängen überwiegen, und in allen Strängen niedrigere Reizschwelle haben als die erregenden Fasern.

C. Zusammenfassung.

1. Um den Aktivitätszustand der Zentren streng lokalisiert zu erhöhen und zu erniedrigen werden die Pedalganglien von *Helix pomatia* während der Dehnung mit schwachen konstanten Strömen durchströmt. Hierbei liegt in einer Versuchsreihe die Kathode dorsal

und die Anode ventral, in andern Versuchen umgekehrt. Dorsaler Katelektrotonus erhöht das Niveau der Pedalkonstanz, ventraler Katelektrotonus erniedrigt dieses Niveau.

2. Kochsalzkristalle, ventral aufgelegt, verstärken die Tonuslösung: die erste steile Strecke der Dehnungskurve tritt nunmehr in 100 % der Kurven auf; sie ist länger als in Versuchen ohne Aktivierung des ventralen Teiles der Ganglien. Das Niveau der Pedalkonstanz wird erniedrigt. Auf die Dauer steigt das Niveau, da zweifellos das Kochsalz bis in den dorsalen Teil der Ganglien durchdringt.

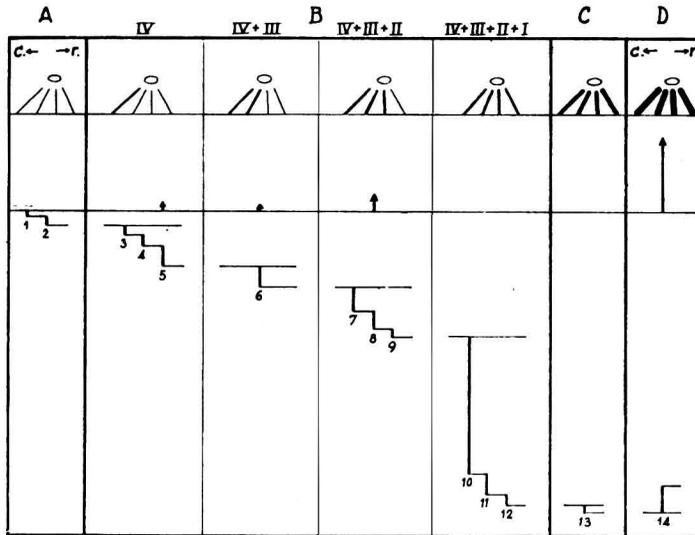


Abb. 4. Schema der Effekte einer Reizung der Nn. pedales eines Schneckenfusses ohne Ganglien; Einzelöffnungsschläge. *Erste horizontale Reihe:* die vier (IV bis I) von den Pedalganglien getrennten Nervenstränge; c = caudale, r = rostrale Richtung. Auf jedem Strang wird eine Anode und eine Kathode (letztere myopolär) befestigt, welche verbunden sind mit je einer Sekundärrolle. In allen vier Sekundärrollen werden die Ströme gleichzeitig durch eine einzige Primärrolle induziert. In der ersten vertikalen Kolonne sind alle Sekundärrollen um einen gleichen grösseren Abstand von der gemeinsamen primären entfernt (Reizstärke A). Dann wird die Rolle des Stranges IV näher zur primären geschoben, dieser Strang also stärker gereizt (Stärke B); später folgt Rolle III, u.s.w. Nachdem alle vier Stränge mit Stärke B gereizt worden sind, werden alle vier sekundäre Rollen noch mehr der primären Rolle genähert: Reizstärke C. Die Reizstärke wird sodann für alle 4 Stränge noch einmal verstärkt (Stärke D). Die Stränge sind nach Massgabe der zunehmenden Reizstärke dicker gezeichnet. *Zweite horizontale Reihe:* Die Pfeile bedeuten Kontraktionsausschläge, als auf stillstehendem Kymographion aufgezeichnet. *Dritte horizontale Reihe:* Niveauverlust oder -erhöhung, auf stillstehendem Kymographion.

Ergebnisse: Reizstärke A löst nur Erschlaffung aus. Stärke B ruft in den Strängen IV, III und II Tonusverlust, bisweilen (Reizung 5, 6 und 8) vorher auch Verkürzung hervor; sobald Strang I hinzukommt, erfolgt ausgiebige Erschlaffung (10), keine Kontraktion. Erst mit sehr starken Reizen (D) tritt Kontraktion mit Tonussteigerung auf (14).

3. Kokain, ventral appliziert, bringt die steile Strecke zum Verschwinden und das Niveau der Pedalkonstanz wird erniedrigt. Später tritt die steile Strecke wieder auf und die Pedalkonstanz verschwindet. Zweifellos hat das diffundierende Kokain inzwischen den dorsalen Teil der Ganglien erreicht.

4. Reizung der ventralen Seite der Ganglien mit liminalen Einzelöffnungsschlägen verursacht Verminderung des Tonusniveau; bei stärkeren Reize tritt erst Kontraktion, sodann grössere Verminderung des Tonusniveau auf. Bei starken Reizen treten lediglich Einzelverkürzungen, ohne Einfluss auf das Niveau der Konstanz auf.

5. Schwache Reizung der dorsalen Seite der Ganglien ruft Verminderung des tonischen Widerstandes im Laufe der Dehnung hervor. Stärkere Reizung bleibt ohne Effekt, starke Reizung hat Einzelverkürzungen, ohne Einfluss auf den Tonus, zur Folge. Reizung eines Pallialnerven ergibt Resultate wie dorsale Ganglienreizung.

6. Bei Reizung der Pedalnerven (ohne Pedalganglien) zeigt sich, dass die Pedalstränge hemmende und erregende Fasern führen. Die hemmenden Fasern finden sich überwiegend in den rostralen Strängen. Sie haben in allen Strängen eine niedrigere Schwelle als die erregenden Fasern.

7. *Allgemeine Schlüsse aus diesen Ergebnissen:* Die Resultate zwingen uns, das Vorhandensein eines dorsalen erregenden und eines ventralen hemmenden Tonuszentrums in den Pedalganglien anzunehmen. Im Gegensatz zu unserer früheren Auffassung werden die pedaltoneische Erscheinungen (Spiegelerniedrigung und Konstanzerzeugung) quantitativ durch das Verhältnis des Aktivitätszustandes beider Zentren bestimmt. Offenbar erfolgt jede Form von zentraler Regulierung durch Impulse, im Falle von Tonuserniedrigung durch spezifische Hemmungsfasern in den Pedalnerven, vor allem in den rostralen, welche Fasern eine niedrigere Reizschwelle haben als die erregende Fasern.

LITERATUR.

1. JORDAN, H. J., *Ergebn. d. Physiol.* **16**, 87 (1918); 2. JORDAN, H. J., *Proc. Kon. Akad. v. Wetensch. Amsterdam* **38**, 358 (1935); 3. JORDAN, H. J., FRL. C. E. SLUITER u. N. POSTMA, *Ibid.* **41**, 1032 (1938); 4. JORDAN, H. J., *Schweiz. Mediz. Wchschr.* **71**, Nr. 12, 1941; 5. MAAS, J. A., *Arch. Néerl. Physiol.* **13**, 1 (1938); 6. POSTMA, N., *Onderzoekingen betreffende het herstel van de tonus bij de slakkevoet (Helix pomatia L.) u.s.w.*, Diss. Math. Naturw. Fac. Univ. Utrecht (1935); 7. POSTMA, N., *Proc. Ned. Akad. v. Wetensch. Amsterdam*, **44**, 1151 (1941); 8. POSTMA, N., *Ibid.*, **44**, 1239 (1941); 9. TIEL, N. VAN, *Ibid.* **43**, 1332 (1940).